

STUDIEN UBER DIE OBERHAUTGEBILDE DES VOGELFUSSES

Paul Ernst Meyer



Referenten:

Professor Dr. **F. E. Schulze.**

Professor Dr. **Branca.**

Druck und Verlag der
Universitäts-Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke)
Berlin N. 24, Linienstr. 158.

Meinen Eltern.

1. Historisches.

Die Oberhautgebilde des Vogelfußes sind bisher nur von wenigen Forschern genaueren Untersuchungen unterzogen worden, deren Resultate im folgenden kurz zusammengefaßt werden mögen.

Kerbert (11) (1877) äußert sich in dem Sinne, daß die Verhältnisse offenbar klar in der Phylogenesis der Vögel begründet lägen, indem die Schuppen und Schilder, die den Vogelfuß bedecken, von den Reptilien übernommen und beibehalten wurden, während sich die übrigen Schuppen des Körpers zum größten Teil weiter zu den Federn entwickelt hatten. Seine Zusammenfassung lautet: „Daß die Schuppen, Schilder oder Schienen am Laufe und an den Zehen der Vögel homolog seien mit den Schuppen der Reptilien, war a priori zu erwarten.“

Zu anderer Ansicht gelangte Davies (3) (1889) durch die Befunde an manchen Vogelarten, bei welchen man oft am Laufe Federn findet, die auf einer Schuppe sitzen. Hieraus schließt Davies, daß der Besitz von kleinen Federn auf dem Lauf, auf der oberen Fläche und an den Seiten der Zehen der primäre Zustand sei. Die Laufschuppen nehmen nach ihm ihren Ursprung als Verdickungen der Haut rings um die Ansatzstellen dieser Federn; die sich jetzt auf dem Lauf und den Zehen findenden Schuppen und Schilder sind also sekundäre Gebilde. Auch nach Maurers (16)

(1895) Meinung können die Schuppen am Vogellauf „ebensogut völlige Neuerwerbungen der Vögel sein. Sie können aber auch durch Konkreszenz entstanden sein, so daß eine Vogellaufschuppe einer größeren Zahl, einem Komplex von Reptilienschuppen homolog wäre. Von solchen wäre dann (bei den Fiederfüßigen) eine als Feder weiter differenziert worden.“

2. Material.

Es lag nahe, für die hier beabsichtigten Untersuchungen das Hauptaugenmerk auf diejenigen unserer durch Domestikation entstandenen Hühner- und Taubenrassen zu richten, welche die interessante Erscheinung aufweisen, daß bei ihnen die Fußbedeckung von Schuppen und Schildern größtenteils durch wohlausgebildete Lauf- und Zehenfedern ersetzt wird. Es war von hohem Interesse, ob an den Füßen des fiederfüßigen Geflügels jener Prozeß unter dem Einfluß der Domestikation sich abspielt, welcher einst das Federkleid der Vögel durch Umwandlung aus Reptilienschuppen hervorbrachte (Kerberts Ansicht cf. oben); oder aber, ob es sich hier um einen Rückschlag auf die Ahnen der glattfüßigen Stammeltern der Hausvögel handele, welche Ahnen ja nicht anders als fiederfüßig gewesen sein können, wofern die Ansicht richtig ist, daß die Fußschuppe eine sekundäre Neuerwerbung der Vögel, ein Umwandlungsprodukt aus der Feder, darstellt (Davies). Als Vergleichsmaterial wurden glattfüßige Rassen unseres Hausgeflügels, ferner aber auch solche Vögel herangezogen, welche auch unter dem Einfluß der Domestikation niemals Fußbefiederung zeigen.

Um einer Lösung der aufgeworfenen Fragen näher zu treten, mußte natürlichentwicklungsgeschicht-

liches Material zu Rate gezogen werden. Als Hühner-
rasse mit Laufbefiederung wählte ich die bekannte
weiße Brahma-Rasse. Ich benutzte für die Unter-
suchung der ausgebildeten Fußbekleidung die Läufe
eines fünfmonatigen Hahnes und zu entwicklungs-
geschichtlichen Zwecken diejenigen der Embryonen
vom 7., 9., 11., 12., 13., 14., 16. und 20. Bruttage;
zum Vergleich zog ich ein zweitägiges „Mövchen“,
einige Embryonen und ein 11tägiges Nestjunges der
pommerschen Kröpfertaube heran. Für meine Unter-
suchungen an Hühnern ohne Laufbefiederung be-
nutzte ich hauptsächlich rebhuhnfarbige Italiener, eine
Rasse, die *Gallus bankiva* Temm., dem Stammvater
der Haushühner, sehr nahe steht; hiervon hatte ich,
neben Läufen von erwachsenen Tieren, Embryonen
vom 11., 13., 16. und 20. Bruttage zur Verfügung;
als Vergleichsmaterial dienten Embryonen von Lang-
shan, Orpington, Plymouthrock, Englischem Kämpfer,
Bauernhuhn und außerdem Embryonen einer Lach-
taubenart. Ferner zog ich drei verschiedene Enten-
rassen in den Kreis meiner Untersuchungen. — Mein
Material stammt aus dem hiesigen zoologischen
Garten. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an
dieser Stelle der Leitung des Gartens, vor allem
Herrn Dr. Heinroth meinen aufrichtigen Dank aus-
zusprechen für die lebenswürdige Bereitwilligkeit,
mit der allen meinen Wünschen betreffs Materials
entgegengekommen wurde. Mein ganz besonderer
Dank gebührt Herrn Dr. Heinroth außerdem für das
rege Interesse, das er meinen Untersuchungen ent-
gegenbrachte.

Was die Behandlung des Materials betrifft, so
wurden die ganzen Läufe in Bouinscher Lösung¹⁾

¹⁾ 180 Pikrinsäure, 60 Formol, 12 Eisessig.

konserviert; je nach ihrer Größe wurden sie 2 bis 12 Stunden in dieser Lösung belassen. Nachdem sie durch die verschiedenen Alkoholstufen (43-, 63- und 93proz.) hindurchgeführt worden waren, brachte ich sie in die Entkalkungsflüssigkeit¹⁾. Je nach dem Alter des Embryos ließ ich die Entkalkungsflüssigkeit 4—48 Stunden auf die Laufknochen einwirken. Die Mischung bewährte sich derart, daß ich die Läufe ohne Schwierigkeit in Quer- und Längsschnitte zerlegen konnte. Statt absoluten Alkohols wurde Anilinöl benutzt, welches das Material nicht, wie jener oft, hart und spröde macht. Dem Einbetten in Paraffin ging die Behandlung mit Xylol und Xylolparaffin voraus.

Die Kernfärbung wurde in Weigertschem Hämatoxylin²⁾ vorgenommen, die vor den anderen Kernfärbungsmethoden die schnelle, fast momentane Wirkungsweise als Vorzug hat; um die Kernfärbung deutlicher zu machen, wurden die Schnitte längere Zeit in fließendes Leitungswasser oder ganz kurze Zeit in Alkohol + Salzsäure gebracht. Die Nachfärbung wurde nach Gieson (Pikrinsäure + Säurefuchsin) bewirkt. Nach der bekannten Vorbehandlung mit Alkohol in steigender Konzentration und Xylol wurden die Schnitte, die je nach der vorzunehmenden Untersuchung 5—20 μ dick waren, in Kanadabalsam

¹⁾ Acid. nitr. 3—4 ccm; Alc. abs. 70 ccm; Aqu. dest. 30 ccm; Natr. muriat. 0,25 ccm.

²⁾ Das Gemisch besteht aus zwei Lösungen (A und B), die 20 Minuten vor dem Gebrauch zu gleichen Teilen gemischt werden müssen.

Lösung A:

Hämatoxylin . . . 1 g
Alk. 93proz. . . . 100 -

Lösung B:

Eisenchlorid . . . 4 Teile
Salzsäure . . . 1 Teil
Aqu. dest. . . . 100 Teile

eingeschlossen. Die Totalpräparate von Dunen und Federn färbte ich in Pikrinsäure und brachte sie entweder trocken oder in Kanadabalsam eingebettet unter das Deckglas.

3. Die normale Bedeckung des Vogelfußes und deren Entwicklung.

Die normale Bedeckung des Vogelfußes, die Schuppe, zeigt folgendes histologische Bild. An der Oberfläche wird die Schuppe umhüllt von verhornten Epidermisschichten, die in Lamellen angeordnet sind und keine Spuren von Zellen mehr erkennen lassen; auf diese folgen Lagen spindelförmiger Epidermiszellen mit stäbchenförmigem blassem Kern, welche Zellen mit ihrer Längsachse parallel zur Schuppenoberfläche stehen; nach dem Corium zu nehmen diese Zellen und ihre Kerne rundliche Form an; darauf folgt in proximaler Richtung die letzte Schicht der Epidermis, welche von kubischen oder langgestreckten Zellen gebildet wird, die Zylinderzellenschicht; die Zylinderzellen sind senkrecht zur Längsachse des Fußes orientiert; sie zeigen helles Protoplasma und einen sehr deutlichen, chromatinreichen Kern.

Die Papille der Schuppe wird durch die subepidermoidale Schicht des Coriums ausgefüllt; es ist dies ein lockeres Bindegewebe, das von polygonalen Zellen mit kugelförmigem Kern gebildet wird. In dieser Schicht verlaufen die feinen Blutgefäße. Die zweite Schicht des Coriums, bestehend aus Lamellen, die sich aus Bindegewebsfibrillen zusammensetzen, beteiligt sich fast gar nicht an der Bildung der Schuppe; nur wölbt sie sich gegen die Schuppe etwas vor. Die Zellen dieser Bindegewebsfibrillen sind lang spindelförmig mit länglich ellipsoidem Kern.

Im folgenden gebe ich die Entwicklung der Laufschruppe. Bei dem jüngsten mir zur Verfügung stehenden Embryo des Italieners (vom 11. Tage) gestaltet sich das histologische Bild folgendermaßen: An der Vorderseite des proximalen (oberen) Laufteils treten die ersten Erscheinungen auf, die auf die begonnene Schuppenentwicklung schließen lassen. Die Epidermis verstärkt sich durch Längenwachstum der Zylinderzellen, von denen sich bereits nach der Peripherie zu polygonale Zellen mit kugeligem Kern abdiffenziert haben, so daß die Epidermis aus drei Zellenlagen besteht: ganz an der Peripherie abgeplattete Zellen mit großem Kern, darunter die vorerwähnten, aus den Zylinderzellen entstandenen polygonalen Zellen und endlich die Zylinderzellen selbst. Den Beobachtungen an der Epidermis entsprechen diejenigen an der Lederhaut; die subepidermoidale Schicht, die, wie bereits oben bemerkt, neben der Epidermis für die Schuppenbildung fast ausschließlich in Betracht kommt, ist an der Vorderseite des Laufes stark entwickelt mit dichter Lagerung der polygonalen Zellen. Das folgende Stadium ließ sich an Schnitten durch den distalen (unteren) Laufteil erkennen. Die Epidermis zeigt wellige Verdickungen, die dadurch entstehen, daß die Zylinderzellen in Teilungen eintreten; an diesen Partien drängen sich die Zylinderzellen dicht aneinander, viele müssen dabei Spindelform annehmen; endlich finden sie nicht mehr Platz nebeneinander; sie schieben sich unregelmäßig neben- und übereinander, dabei kommen manchmal 3—4 Schichten Zylinderzellen übereinander zu liegen. Diese Verdickungen der Epidermis drängen aber mehr nach dem Corium zu, so daß sie in diesem Stadium äußerlich nicht wahrzunehmen sind. Zwischen den Verdickungen der Epidermis sondert sich die

subepidermoidale Schicht des Coriums in Gruppen dicht aneinander liegender Zellen, die nun allmählich die Epidermis nach außen zu vordrängen; hierdurch kommt es zur Bildung der eigentlichen Schuppenpapille. Damit tritt die Schuppe in das Stadium, das ich in guter Ausbildung bei den Embryonen vom 13. Tage vorfand. Hier kennzeichnet sich die fortgeschrittene Schuppenbildung durch rundliche Erhebungen über die Oberfläche. Die Epidermis über diesen Erhebungen war merklich verdickt; die subepidermoidale Schicht der Lederhaut drängte sich dicht in und unter diesen Epidermisverdickungen zusammen. Je mehr die Epidermis vorgedrängt wird, desto mehr verlieren die Zylinderzellen ihre unregelmäßige Lagerung; sie legen sich in regelmäßiger Ordnung nebeneinander und umziehen schließlich die kolbig vorspringende subepidermoidale Schicht des Coriums in einer ununterbrochenen Lage. Diesen Beobachtungen entsprechen die Befunde Maurers (16), der durch seine zahlreichen und eingehenden Untersuchungen festgestellt hat, daß die erste Anregung zur Bildung von Schuppe und Feder vom Corium ausgeht, bei den Hautsinnesorganen und Haaren von der Epidermis.

Bis zu dieser Entwicklungsstufe gleicht die Schuppe völlig der Feder. — Die Entwicklung der Feder soll im folgenden Abschnitte dargetan werden, und ich werde dabei noch mehrmals Gelegenheit nehmen müssen, auf die Unterschiede zwischen der typischen Schuppe und der entwickelten Feder hinzuweisen. — Im weiteren Verlauf der Entwicklung, den ich an 16- und 20tägigen Embryonen studierte, geht die Schuppe ihren eigenen Weg, wenn sie nicht auf diesem Stadium stehen bleibt und in diesem Zustande zu verhornen beginnt, wie die mosaikartigen Schuppenbildungen an der Fibular- und Tibialseite

des Laufes, die von unverdickten, unverhornten Hautstellen umgeben sind. — Auch an den Gelenken lösen sich die großen Hornplatten der Vorderseite des Laufes in diese mosaikartigen Gebilde auf; die großen Schuppen würden an diesen Stellen der Beweglichkeit hinderlich sein. — Die typischen Schuppen wachsen nicht mehr radiär-symmetrisch, sondern bilateral-symmetrisch weiter; sie greifen dabei mehr oder weniger übereinander, womit sie das Endstadium ihrer Entwicklung erreichen. Die 20tägigen Embryonen zeigen makroskopisch und in histologischer Beziehung die Schuppenausbildung der erwachsenen Tiere, wie sie vorhin beschrieben wurde: kräftige Schuppen an der Vorder- und Hinterseite des Laufes, die sich dachziegelartig decken; lateral und an den Gelenken die erwähnten mosaikartigen Schuppenbildungen.

4. Die Entwicklung der Feder am Vogelfuße und der Bau der ausgebildeten Feder.

Wie ich vorhin erwähnt habe, gleicht die Schuppe völlig der Feder bis zu dem Stadium, in dem sich die Zylinderzellen der Epidermis in einer ununterbrochenen Lage über die Coriumpapillen hinziehen. Von da ab nimmt die Entwicklung der Fußfeder folgenden Verlauf. — Zunächst nimmt die Papille, die bis dahin völlig der Schuppenpapille glich, an Länge zu; sie wird spitz kegelförmig, was sich schon bei Lupenvergrößerung ergibt. Das histologische Bild ist dasselbe geblieben: Die Epidermis hält in der Entwicklung mit dem Corium gleichen Schritt; sie umzieht gleichmäßig in den drei erwähnten Schichten die Coriumpapille, die von der subepidermoidalen Schicht vollständig ausgefüllt wird. — Die

weitere Entwicklung der Laufbefiederung schildere ich an Taubenjungen, da die weiteren Stadien der Hühnerembryonen pathologisch entartet waren. — An der hinteren Extremität eines 14tägigen Embryos der Kröpfertaube zeigten sich stark entwickelte Dunenpapillen. Die Dunenpapillen sind noch von dem Stratum corneum der Epidermis überzogen, das sich hier zur kegelförmigen Hornscheide der Dune erhebt. In diesem Stadium bildet die Hornscheide noch eine Einheit mit der übrigen Epidermis; deswegen werde ich ihre histologische Struktur erst schildern, wenn sie kurz vor dem Abfallen von der Feder steht. — Bei den längsten Dunenpapillen setzt schon die Sonderung der Dunenstrahlen ein, während die kürzeren histologisch nicht von dem vorhin beschriebenen Stadium abweichen. Das Stratum corneum senkt sich plötzlich im Umkreise der Papille in das Corium ein; dadurch nähert sich die Feder wieder der Schuppe, die auch diese Einsenkungen des Epithels in ihrem Umfange erkennen läßt. Durch die so vor sich gehende Bildung des Federfollikels wird der definitive Federkeim vorbereitet. Die Epidermis beginnt jetzt mächtig auf das Corium hin zu wuchern, während das Corium nicht in gleichem Maße nach oben hin vordrängt und die Papille verlängert. — Die Papille nimmt also langsamer an Länge zu; die stark wachsende Epidermis, die jetzt nicht mehr zur Oberflächenvergrößerung der Papille volle Verwendung findet, wächst auf das Corium zu und sondert sich in Gruppen, ähnlich wie auf dem Anfangsstadium der Schuppenbildung, wo man auf dem Längsschnitt wellenartige Verdickungen der Epidermis erkannte. Die ungleichmäßigen Verdickungen der Epidermis der Federpapille erscheinen mir nur als eine Wiederholung dieses Stadiums. Die Epidermis

drängt mit ihren, im Querschnittsbilde wellenartig erscheinenden, schließlich im Querschnitt etwa halb-ellipsenförmigen Verdickungen gegen die subepidermoidale Schicht der Lederhaut vor, und diese, die langsamer wächst, drängt sich in die Zwischenräume zwischen den Verdickungen ein. — Hierzu gibt Davies (3) in Fig. 5, 7 und 11 entsprechende Abbildungen. Die subepidermoidale Schicht muß nach dem Vorhergesagten ein sternförmiges Querschnittsbild ergeben. — Ich stimme auch in der Deutung der entstandenen Epidermisgruppen mit Davies überein, indem er darüber sagt: „Die ungeheuer rasche Produktion von Intermediärzellen findet nicht gleichmäßig im ganzen Umkreis des Federkeimes statt, sondern so, daß eine Anzahl Verdickungen auf der Innenfläche dieser Wände, mit einer entsprechenden Zahl von Höhlungen zwischen ihnen gebildet werden. — Das Pulpagewebe nimmt die Furchen ebenso wie die zentrale Höhlung des Federkeimes ein.“

In Gegensatz hierzu stellt sich Klee (12), der behauptet, daß der Wucherungsprozeß die Lage der Epidermis immer mehr verdicke, bis sie wie ein zu weit gewordener Mantel zur Faltenbildung neige, als deren Produkt wir die Entwicklung der Feder anzusehen haben. — Mit diesem Stadium ist der aktive Anteil der Epidermis an der Strahlenbildung erloschen, indem sich jetzt die ernährende Coriumzellmasse, die bis dahin die Pulpa ausfüllte, „zurückzieht“ bzw. atrophiert, wodurch die Epidermis der Verhornung anheimfallen muß. Nach Davies geht das „Zurückziehen des Coriums“ in der Weise vor sich, daß „das Pulpagewebe fortwährend am obersten Ende absorbiert wird“. Damit müssen, wie gesagt, die halb-ellipsenförmigen Gruppen der Epidermis von der Ernährung

abgeschnitten werden, sie beginnen zu verhornen und bilden dadurch die Strahlen der Dune. — Die einzelnen verhornten Strahlen sind in der Hornscheide wie die Drähte eines Drahtseiles gedreht. — Je weiter nach unten zu, desto weniger Drehungen machen die Strahlen. — Oft stehen die Spitzen der Strahlen schon hüllenlos hervor, während ihr unterer Teil noch von der Hornscheide umschlossen ist. — Die Strahlen der Embryondune sind geknüpft. — Von der Hülle, der vorhin erwähnten und jetzt zu besprechenden „Hornscheide“, die die Dunen umgibt, sagt Kerbert (11), daß sie weiter nichts sei, als die betreffende oberflächliche Epidermisschicht (d. h. das abgeplattete Stratum corneum), vielleicht beteilige sich auch noch eine Schicht wirklicher Hornzellen (d. h. die von den Zylinderzellen abgesonderten kubischen Zellen) an der Bildung dieser „Hornscheide“. — Dieser Behauptung stimme ich bei; aber mir will es als sicher erscheinen, daß noch eine zweite Schicht, nämlich die unter den platten Zellen der Epidermis gelegene Schicht der Epidermis, in die Bildung der Hornscheide einbezogen wird, da ohne das Abfallen dieser Schichten die Dunenstrahlen nicht frei werden könnten. Kerberts eigene Bemerkung scheint das zu bestätigen: „Beim ausgewachsenen Huhne fehlen den Schuppen des Laufes Epitrichial- und Körnerschicht, was als ein Unterschied, wenn auch ein untergeordneter, von den Schuppen der Reptilien aufgefaßt werden kann.“ Diese Schichten fehlen auch der Feder, da sie, wie oben gesagt, in die Bildung der abgefallenen „Hornscheide“ mit einbezogen waren. — Zur weiteren Untersuchung benutzte ich die Läufe eines zweitägigen „Mövchens“. Von den Eltern dieses Tieres hatte das eine befiederte, das andere unbefiederte Läufe. Diese Verschiedenheit der Eltern hatte sich in gleicher

Weise auf die Jungen vererbt; mir stand das Junge mit befiederten Läufen zur Verfügung. In diesem Stadium wird die Dunenbildung vollkommen abgeschlossen. Schon mit bloßem Auge bemerkte man an dem Laufe ausgebildete Pinseldunen, also Dunen, die ihre Hülle völlig abgeworfen und sich in die Strahlen aufgelöst haben, während sie mit einem ganz kurzen Kiel befestigt sind; der Kiel wird aus demselben Material gebildet wie die Strahlen; nur unterbleiben an diesem Teil der Dune die unregelmäßigen Verdickungen der Epidermis; die Epidermis verhornt deshalb als Ganzes, ohne sich in einzelne Stränge zu sondern. — Von den rudimentären Federn, die ich auch bei diesem Tierchen vorfand, sei im folgenden Abschnitte die Rede. Der Fortschritt zur definitiven Feder sei an dem elftägigen Nestjungen einer Kröpferart geschildert. Bei der Bildung der definitiven Feder wiederholt sich im ganzen der Vorgang der Dunenentwicklung; bei jener liegt aber der Federkeim durch die Einsenkung des Epithels tief in das Bindegewebe hinein verlagert. — Die Zellen der Epidermis, die jetzt noch bedeutend stärker als vorher wuchern, drängen allmählich den Federkiel der Dune, an dessen Grunde der eigentliche Federkeim der definitiven Feder sich anzulegen beginnt, nach oben und außen; sie bleiben dabei im Zusammenhang mit diesem, bis auch die definitive Feder die beschriebene Hülle und damit die Dune abwirft. Auch hier bilden sich die radiär vordringenden Verdickungen der Epidermis, nur sind sie bedeutend umfangreicher und enthalten bei weitem mehr Zellen. — Diese Epidermiszellen verhornen jetzt nicht mehr im Zusammenhang wie bei den Dunen; sie sondern sich vielmehr in einzelne ungleich starke Zellstränge, die dann bei der Verhornung die Rami, Radii und Radioli bilden. — Der

Achsenteil oder „Stamm“ der Feder steckt als Spule (Calamus) in der Haut, als Schaft (Rhachis) trägt er die zahlreichen Rami. — Dieser Stamm wird (ebenso wie der Kiel der Dune) aus demselben Zellmaterial wie die Rami gebildet; — er stellt eine starke Verdickung der Epidermis dar, die hier ungeteilt bleibt.

Die Federn sind an der Fibularseite des Laufes am stärksten ausgebildet; sie stecken hier mit ihren Spulen in einer Hautfalte, die sich in der ganzen Länge des Laufes und der dritten Zehe hinzieht. Auf den Zehen stehen die Federn auf sechseckigen resp. runden Plättchen; diese Gebilde schließen sich später zu den großen Schuppen zusammen. Eine Verschmelzung zweier Schuppen konnte ich auf der zweiten Zehe beobachten; man bemerkte auf dieser großen Schuppe zwei Federn; die Lupenbetrachtung ließ noch die Grenzen zwischen den beiden Schuppen erkennen.

Auch die rudimentären Federn dieses Tieres sollen im folgenden Abschnitt behandelt werden.

Ich komme jetzt zur fertig entwickelten Fußfeder beim ausgewachsenen Tiere.

Wie die Entwicklung der Fußfeder völlig mit derjenigen der normalen Feder übereinstimmt (wie meine bisherigen Untersuchungen zeigten), so gleicht auch die ausgebildete Fußfeder der normalen Feder vollständig. Ein Längsschnitt durch jene läßt auch an ihrem Grunde eine Lücke in der Zylinderzellenschicht, den „Umbilicus“ erkennen; durch ihn treten die Blutgefäße. — Die Zylinderzellen der Feder setzen sich, nachdem sie sich am „Umbilicus“ „umgekremp“ haben, direkt in die Zylinderzellenlage der nächsten Schuppen fort. Auf der Zylinderzellenlage der Federbasis liegen die eigentlichen „Hornzellen“ (Stratum corneum), die distalwärts vorgedrängt werden und,

indem sie verhornen, nach der Spitze zu in der eben beschriebenen Weise die Rhachis mit ihren Rami, basalwärts aber, durch das Unterbleiben der Aufspaltung in die Strahlen, den eigentlichen Kiel der Feder, den Calamus, darstellen.

Die Entwicklung der Feder steht im umgekehrten Verhältnis zur Ausbildung der Schuppe. Der stark ausgebildete „Federbalg“, der durch die tiefe Einsenkung des Calamus in das Bindegewebe entsteht und besonders stark auf der dorsalen Seite der Feder ausgebildet ist, ist oft von mehreren kleineren dunenartigen Federn besetzt. — Auch an dem Laufe des Brahmahahnes findet man die bereits vorhin erwähnte Lauffalte in guter Ausbildung. Die Entwicklung dieser Falte kann man vom 9. Bruttage an verfolgen; schon in diesem Stadium ist die subepidermoidale Schicht der Fibularseite des Laufes bedeutend stärker entwickelt als die der Tibialseite.

Die rudimentären Federn, die ich auch bei diesem Tiere vorfand, sollen ebenfalls im folgenden Abschnitte ihre Berücksichtigung finden.

Anhangsweise will ich hier eine scheinbar strukturlose Schicht beschreiben, die sich zwischen Epidermis und Lederhaut hinzieht; sie zeigt an verschiedenen Stellen verschiedene Dicke, wie man bei schwacher Vergrößerung feststellen kann.

Bei starker Vergrößerung beobachtet man, daß es sich keineswegs um eine „Grenzschicht“ handelt, die die Cutis nach außen begrenzen würde, sondern, daß man es hier mit einer ununterbrochenen Reihe der unteren Zellabschnitte zu tun hat.

Im Gebiete der Papillen wird diese Schicht von den unteren Teilen der Zylinderzellen gebildet. Diese Zellen liegen ganz regelmäßig nebeneinander; die basalen Wände, die scheinbar verstärkt worden

sind, erscheinen wie verwachsen miteinander. Die Kerne liegen in diesen Zellen auf gleicher Höhe und lassen den unteren Teil der Zylinderzellen frei, der von einem durchscheinenden körnchenarmen Protoplasma eingenommen wird. Hierdurch wird der Eindruck einer hyalinen, homogenen Schicht hervorgerufen. An den nicht vorgewölbten Hautstellen wird die „homogene Grenzschrift“ von Zellteilen der subepidermoidalen Schicht gebildet; der Kern in diesen Zellen erscheint auffallend blaß. — Kerbert (11) hat also recht, wenn er behauptet, daß er eine „homogene Grenzschrift“ unter der Epidermis der Vögel niemals deutlich wahrgenommen habe, trotz aller Forscher, die sie beobachtet hätten.

5. Rudimentäre Federn.

a) Bei fiederfüßigen Arten.

Rudimentäre Federn zeigten sich bei den fiederfüßigen Arten in den verschiedensten Entwicklungsstufen.

Schon an dem Laufe des vierzehntägigen Brahmaembryos ließen sich solche Rückbildungen beobachten; in diesem Stadium ist an der normalen Dune noch keine Verhornung zu erkennen. Besonders bemerkenswert sind gerade diese Entwicklungsstufen der Dunenrudimente, weil sie klaren Aufschluß geben über den Zusammenhang von Feder und Schuppe. — Wie ich schon oben bemerkte, bildet bei den fiederfüßigen Hühnern die Fibularseite des Laufes kräftige Federn aus. An den Seitenenden der großen Laufschuppen, die dieser Federzone benachbart sind, bemerkt man kegelförmige Erhebungen, die mit den Schuppen in direkter Verbindung stehen und so also eine zweite Erhöhung einer Ecke der Schuppe darstellen. Nach

dem distalen Teile des Laufes zu verschwinden diese Papillen auf den Schuppen allmählich, und schließlich bleibt nur die Schuppe zurück. Die mikroskopische Betrachtung der Schnitte durch diese Gebilde ließ folgende Einzelheiten erkennen: Schuppe wie Papille sind völlig von Coriumzellen ausgefüllt. Die Epidermis der Schuppe zeigt vollkommen normales Gepräge. — Dagegen ist die Epidermis der Papillen stark gewuchert und hat im oberen (distalen) Teile der Papille ihre Entwicklung zum größten Teil schon abgeschlossen. Sie ist bereits in das Stadium der echten Dunenpapille eingetreten und zeigt in typischer Weise die Bildung der hornigen Federstrahlen, die hier also verfrüht auftritt. — Diese vorzeitige Verhornung in die Strahlen wird dadurch veranlaßt, daß sich zwischen den distalen und proximalen Teil der Dunenpapille von ihrem Umkreise aus Epidermisgewebe eindringt, das die Nahrungszufuhr durch Abtrennung des zuleitenden Coriumgewebes unmöglich macht. Bei der Abstoßung der Federscheide resp. der beiden oberen Epidermisschichten der Schuppe fällt dieser Teil ab und hinterläßt keine Spuren. — Der nicht abgeworfene Teil der Federpapille stellt auch in späteren Stadien noch eine seitliche Erhöhung auf der Schuppe dar. — Bei diesen Rudimenten kommt es also nur zur vorzeitigen Bildung des oberen Dunenteils; der untere Teil, besonders die Entwicklung des Kieles, wird in diesem Falle ausgeschaltet; dieses Material wird von der Schuppe verwandt; von einer Einsenkung der Epidermis war auf dieser Entwicklungsstufe nichts zu bemerken.

Daß diese Verlagerung des Keimes in das Corium doch noch häufig eintritt, bewiesen Schnitte durch den Lauf und durch die Zehen von Kröpferembryonen und Nestjungen dieser Taubenart. Manche dieser

Rudimente liegen in der Einsenkung zwischen zwei Schuppen; diese Lagerung wäre selbstverständlich auch bei den eben beschriebenen Rückbildungen der Brahmaembryonen eingetreten, sobald sich die Epidermis im Umkreise der Dunenpapillen eingesenkt hätte. — An den Schnitten konnte man deutlich den „Umbilicus“ der Feder unterscheiden. An dieser Federbildung fehlt der distale (obere) Teil der Feder, der Teil, der ihr bei dem Abwerfen der Federscheide durch die verfrühte Verhornung verloren gegangen ist, wie eben dargetan wurde. Auch der proximale (untere) Teil hat in diesem Stadium mit der Verhornung abgeschlossen; doch kann er sich nicht in Strahlen auflösen, weil er von allen Seiten eingeschlossen ist: von oben durch die stark verhornten Epidermisschichten, die seinen distalen Teil mit abschnürten, von den Seiten durch das Corium. — Diese Art von rudimentären Federn fällt leicht beim Abwerfen der Federscheide aus den Schuppen heraus und hinterläßt in diesen kleine runde Löcher. In manchen Stadien hatte die Verlagerung des Federkeimes in das Corium gerade stattgefunden, nachdem der distale (obere) Teil der Dune abgeworfen worden war. Die Strahlenverhornung hat noch nicht eingesetzt; doch bemerkt man die dicke Hornlage der äußeren Epidermisschichten. Die rudimentäre Feder liegt an derselben Stelle und ist in demselben Entwicklungsstadium wie die normale Federanlage in der nächsthöheren Schuppe. Aus der Lagerung der Feder in der Schuppe geht mit Wahrscheinlichkeit hervor, daß hier eine Vereinigung zweier Schuppen stattgefunden hat in der Weise, daß die am Rande einer Schuppenanlage stehende Federanlage, beim Verschmelzen jener Schuppenanlage mit der danebenliegenden, überwuchert worden ist.

Derartige Rückbildungen von Federn beobachtete ich bei dem „Mövchen“, wie auch an dem Laufe des ausgewachsenen Brahmahahnes.

Bei dem ersteren stellten die Federanlagen oft Erhöhungen auf den Schuppen dar; die verhornte rudimentäre Dune zeigte sich als dunkler Fleck in der Schuppe. Rudimentäre Federn fand ich bei der mikroskopischen Untersuchung bis zu der Stelle, an der die Zehen vom Laufe abzweigen. — Eine Verminderung der Federrudimente ist zu konstatieren von der Fibular- nach der Tibialseite zu und vom proximalen Laufteil nach dem distalen. Die meisten Federn, und hier noch ausgebildete, bemerkt man an der Fibularseite des proximalen Laufteiles; je mehr nach dem distalen Teile zu, desto weniger zahlreich und desto rückgebildeter erscheinen die Federn; ebenso ist es von der Fibular- nach der Tibialseite zu bis zum völligen Verschwinden der Rudimente; doch ist diese Abnahme ganz allmählich, so daß man auch bei den rudimentären Federn die verschiedensten Grade der Ausbildung verfolgen kann. — Der Brahmahahn zeigte rundliche kleine dunkle Gebilde in den Schuppen. Bei der mikroskopischen Betrachtung eines herauspräparierten derartigen Gebildes erwies sich dieses als eine stark rückgebildete definitive Feder, die Rami und Radii noch erkennen ließ; diese bilden einen ganz unregelmäßig zusammengeballten Knäuel. Aus manchen Schuppen sind diese Rudimente herausgefallen, wie die kleinen runden Löcher in den Schuppen erkennen lassen.

b) Bei Arten ohne Fußbefiederung.

Wie ich zu Eingang meiner Arbeit bereits erwähnte, wählte ich zu meinen Untersuchungen an Arten ohne Fußbefiederung hauptsächlich die rebhuhn-

farbigen Italiener. Diese Rasse ist deshalb am meisten zu einwandfreien Untersuchungen geeignet, weil sie wohl unzweifelhaft dem Stammvater des Haushuhnes, dem *Gallus bankiva* Temm., am nächsten verwandt ist; was auch daraus hervorgeht, daß diese Rasse, wie Versuche gezeigt haben, noch verhältnismäßig leicht verwildert, und ihr also auch dieser Rückschritt auf ihre Ahnen trotz der lang dauernden Domestikation noch nicht schwer fällt.

Zunächst sei hier bemerkt, daß bei keiner unserer Hühnerrassen die Beinbefiederung mit dem Intertarsalgelenk abschließt; vielmehr erstreckt sich diese immer mehr oder weniger auch auf den Lauf hinüber. Auch *Gallus bankiva* Temm., von dem mir einige 23 Tage alte Junge zur Verfügung gestellt wurden, macht hierin keine Ausnahme. — Mein ganz besonderes Interesse war nun darauf gerichtet, ob sich auch bei den Embryonen der Italienerasse unterhalb der Federzone noch rudimentäre Federn feststellen lassen, die ich nach den bisherigen Befunden vermuten konnte.

Zunächst wurden die oben bei dem Brahmaembryo beschriebenen Erhebungen am Rande der Schuppen auch hier bei der glattfüßigen Art beobachtet; je mehr nach dem proximalen (oberen) Laufteil zu, desto mehr traten die Schuppen zurück bis schließlich nur noch die Federpapillen zurückblieben, an deren Stelle in späteren Stadien ja auch noch definitive Federn gebildet werden. Eine Verhornung in die Strahlen trat aber hier nur noch an dem proximalen Laufteil ein, wo sich, wie bereits bemerkt, später auch noch definitive Federn befinden. Vergleicht man die beiden Papillenarten und ihre Schuppen, diejenigen vom Brahmaembryo mit denjenigen des Italienerembryos, so läßt sich leicht feststellen, worin ihr

Unterschied besteht, weshalb an der Dunenpapille des Italienerembryos die Strahlenverhornung unterbleibt.

Die Schuppe, auf der die Dunenpapille des Italienerembryos sich später erhebt, entwickelt sich kurz nach dem Auftreten des Anfangsstadiums der Dunenpapille. Schuppen wie aufsitzende Dunenpapille bleiben immer dicht von dem ernährenden Coriumgewebe ausgefüllt. Das Zellmaterial, welches eigentlich zur Vergrößerung der Dunenpapille verwendet werden müßte, dient ausschließlich zur Vergrößerung der die Papille tragenden Schuppe; ein „Zurückziehen“ der subepidermoidalen Schicht findet nicht statt; die Epidermiszellen der Dunenpapille sowohl wie der Schuppe bleiben zum großen Teil lebensfähig; nur ihre äußeren Schichten verhornen gemeinsam und umziehen in gleicher Stärke die Schuppe ebenso wie ihre Erhebung: die Dunenpapille.

An der ganzen Vorderseite des Laufes des 16tägigen Italienerembryos, den wir wohl nach dem Vorhergesagten als gleichwertig mit einem gleichaltrigen Bankivaembryo betrachten können, waren fast an jedem Längsschnitte typische Federfollikel nachzuweisen.

Zur Entwicklung einer „Federfahne“ kommt es aber nicht; sie wird unterdrückt, indem sich die Schuppen weit übereinander legen und den Federkeim zusammendrücken. Die Epidermis des Federkeimes ist zwar eingesunken; doch nur ein schwacher, kleiner Bindegewebskegel ist von der kräftigen Pulpa der normalen Feder übrig geblieben und ist unfähig, für die richtige Ernährung des Keimes zu sorgen. Das übrige Material, das der Feder nötig wäre, wird jetzt zur Schuppenbildung verwendet. Diese rudimentären Federn weisen eine dicke verhornte Epidermisschicht auf; sie liegen zwischen zwei Schuppen. — Ähnliche Beobachtungen konnte ich

an dem zwanzigtätigen Italienerembryo machen; hier sind die Federkeime, die außen völlig verhornt erscheinen, oft ganz von Coriumgewebe eingeschlossen, umwuchert. Die subepidermoidale Schicht des Coriums, welche die Blutgefäße in sich aufnimmt und so der Papille Nahrung zuführt, ist auch in diesem verlagerten Federkeim deutlich wahrzunehmen als eine rundliche Anhäufung von Zellen der subepidermoidalen Schicht in der kleinen Pulpa. Im proximalen Teile der Pulpa sind die Zellen zusammenhängend, im distalen Teile sind nur vereinzelte Zellen zu bemerken.

Dieses Stadium kommt auch in der Entwicklung der normalen Feder vor, wenn die Hornscheide zu verhornen beginnt, und die subepidermoidale Schicht „sich zurückzieht“, wobei die Hornkappen der „Federseele“ gebildet werden.

An diesen rückgebildeten Federn kann man deutlich verfolgen, wie der „Federkeim“ Zellen in distaler Richtung vordrängt; es sind dieses die „Hornzellen“, die die Feder bilden sollten. Diese werden eine Zeitlang von der Schuppenepidermis zu ihrer eigenen Vergrößerung verwendet, bis der Federkeim gänzlich umwuchert wird, und er sein Wachstum als solcher definitiv einstellt. — Auffallen könnte es, daß man erst in verhältnismäßig späten Stadien diese Federfollikel wahrnimmt; doch ist dieses damit zu erklären, daß die Zellen der Epidermis, die der Federkeim an der Oberfläche bildet, für die Schuppe Verwendung finden, so wird schließlich der Federkeim von den selbstgebildeten Zellen allmählich überwachsen und von der Oberfläche abgedrängt. Die subepidermoidalen Zellen, die in früheren Stadien die Pulpa ganz ausfüllen, treten dann aus dem oberen Teil des Keimes zurück. Die meisten dieser Zellen, die bei

der normalen Federanlage für diese benutzt werden, haben bei der Bildung der nunmehr vorherrschenden Schuppenbildung Verwendung gefunden. Der Federkeim, der nur mangelhaft ernährt wird, bildet auch jetzt noch Epidermiszellen, welche verhornen; unterbrochene Reihen von Zellen dieser Art werden vom Federkeim aus distalwärts abdiffenziert und schieben sich zwischen die Zellen der Schuppenepidermis ein, dadurch zur weiteren Vergrößerung der Schuppe dienend. Der Federkeim wird erst deutlich sichtbar, wenn die Verhornung bis zum Grunde der Federanlage fortgeschritten ist. Nach diesen auffallenden Beobachtungen an Hühnern mit nicht befiedertem Laufe, glaubte ich meine Untersuchungen in dieser Hinsicht noch weiter ausdehnen zu müssen; ich lenkte mein Augenmerk auf solche Hausvögel, die auch unter dem Einflusse der Domestikation niemals auch nur Spuren von Fußbefiederung zeigen, auf unsere Entenrassen. — Zu meinem größten Erstaunen fand ich auch bei diesen noch typische Federkeime zwischen den Schuppen, allerdings bedeutend weniger zahlreich als bei den vorhin beschriebenen Hühnerembryonen. Auf bzw. in den Schuppen kommt es bei den Enten zu einer Federanlage nicht mehr. Wie die rudimentären Federkeime bei Hühnern bringen diese auch bei den Enten keine „Fahne“ mehr zur Entwicklung. Der Keim zwischen den Schuppen verhornt schnell; seine Entwicklung wird sehr früh gehemmt, er bildet nur noch wenig Stratum corneum-Zellen, die, zu mehreren in einer Reihe vereinigt, verhornen und, sich ablösend, den etwa kegelmantelförmigen Raum über dem Federkeim erfüllen. Die Zellen sind polygonal gestaltet und zeigen noch deutlichen Kern.

Die wenigen Zellen der Pulpa atrophieren und

der Federkeim schließt sich distalwärts durch eine Lage verhornender Zellen ab und verhornt völlig. Wie diese Untersuchung ergibt, haben wir es hier meines Erachtens zweifellos mit rudimentären Federkeimen zu tun, die in diesem frühen Embryonalstadium noch deutlich sichtbar sind, um dann bei Ausbildung der definitiven Fußbekleidung der Enten völlig zu schwinden.

6. Schlußfolgerungen in vergleichend-histologischer und phylogenetischer Beziehung.

Auch aus meinen Untersuchungen über „Fußschuppe und Fußfeder“ können wir entnehmen, daß beide Gebilde gleichen Ursprungs sind. Sie entstehen durch eine rege Vermehrung der Zellen der subepidermoidalen Schicht, die die sich verstärkende und verhornende Epidermis vordrängen.

Beide Oberhautgebilde des Vogelfußes gleichen sich völlig bis zu dem Zeitpunkte, in dem die Schuppenpapille nicht mehr radiär-symmetrisch sondern bilateral-symmetrisch weiter wächst. Jetzt gehen Schuppe und Feder verschiedene Wege weiter.

Die Schuppe flacht sich ab; die Feder wächst noch eine Zeitlang weiter, verhornt, und ihre verstärkte Epidermis fällt schließlich in die einzelnen „Strahlen“ auseinander, die „Hornscheide“ dabei abstoßend, die aus der Epitrichialschicht und der darunter liegenden „Körnerschicht“ gebildet wird. Dieselben Zellschichten werden nach meinen Ausführungen von den Fußschuppen abgeworfen. Die Dunen am Laufe kommen wesentlich früher zur Entwicklung als die Laufschuppe. Bei der Bildung des definitiven Federkeims senkt sich die Epidermis im Umkreise der Dunenpapille tief in das Corium ein.

Ferner geht aus meinen Untersuchungen hervor, daß die ersten Anlagen von Schuppe und Feder von dem Corium ausgehen; indem die verstärkte Epidermis von der subepidermoidalen Schicht allmählich vorgeedrängt wird, entsteht die eigentliche Schuppen- bzw. Federpapille.

Weiter sahen wir, daß sich die Strahlen der Feder bzw. Dune nicht, wie Klee behauptet, aus Faltungen der zu weit gewordenen und in ihrem Umkreis gleichmäßig verdickten Epidermis hervorgehen, sondern, daß Davies richtig beobachtete, indem er die Strahlen „aus einer Anzahl Verdickungen auf der Innenfläche der Federkeimwände hervorgehen läßt, zwischen denen eine entsprechende Zahl von Höhlungen gebildet wird“.

Ferner wurde durch meine Untersuchungen festgestellt:

1. daß am Fuße von fiederfüßigem Haus- geflügel rudimentäre Federn vorkommen;
2. daß ganz ähnliche rudimentäre Federn auch im Laufe der Embryonalentwicklung am Fuße glattfüßiger, den Stammeltern sehr ähnlicher Hühnerrassen, zur Ausbildung gelangen;
3. daß auch die völlig glattfüßigen Enten in gewissen Embryonalstadien rudimentäre Federn in der Oberhautdecke ihrer Füße erkennen lassen.

Aus diesen Befunden kann mit Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß die jetzt lebenden glattfüßigen Hühnervögel, (soweit sie dem *Gallus bankiva* Temm. nahe stehen) von Arten mit ausgebildeterer Fußbefiederung abstammen und ebenso, daß die Stammeltern der Enten eine Befiederung der Füße besaßen.

Diese Ergebnisse stellen jedoch nur einen kleinen Beitrag zur Klärung der großen phylogenetischen

Frage dar, ob die Ahnen aller jetzt lebenden, glattfüßigen Vögel Fußbefiederung zeigten.

Die fiederfüßigen Hausvögel endlich wären als abnorme Formen zu betrachten, bei denen unter dem Einfluß der Züchtung und des Gefangenenlebens ein Prozeß sich im postembryonalen Leben weiter vollzieht, welcher normalerweise schon während des Embryonallebens zum Abschluß gelangt — nämlich das Entstehen von Federn am Fuße.

Zum Schlusse meiner Arbeit sei es mir noch gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. F. E. Schulze meinen tiefen Dank auszusprechen für die liebenswürdige Unterstützung, die er mir im Laufe meiner Arbeit angedeihen ließ, sowie für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes im hiesigen Institut.

Großen Dank schulde ich Herrn Privatdozenten Dr. P. Deegener, dem 1. Assistenten am hiesigen Zool. Institut, für viele wertvolle Anregungen während meiner Untersuchungen.

Herrn Dr. W. Berndt, Abteilungsvorsteher am Zool. Institut, fühle ich mich zu aufrichtigem Dank verpflichtet für das lebhafteste Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte und für die tatkräftige Unterstützung und wichtige Belehrung, die ich bis zur Beendigung meiner Arbeit genoß.

Literaturverzeichnis.

1. Cuvier, Fr.: Observations sur la structure et la développement des plumes. Mém. du Mus. d'Hist. nat. 1825.
2. Dames: Über Archäopteryx. Paläont. Abhandl. v. Dames u. Kayser, II. Bd. Verlag von Reimer. Berlin 1894.
3. Davies, H. R.: Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu andern Integumentalgebilden. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889.
4. Eberth, C. J.: Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866.
5. Emery, C.: Über die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
6. Gadow: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, Abt. IV.
7. Hector: On the remains of a gigantic Pinguin. Transact. and proceed. of the New Zealand Inst., Vol. 4, 1871.
8. Helm: Über die Hautmuskeln der Vögel, ihre Beziehungen zu den Federfluren und ihre Funktionen. Cabanis' Journ. f. Ornith. 1884.
9. Jeffries: The Epidermal System of Birds. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. XXII, 1883.
10. Keibel, F.: Ontogenie und Phylogonie von Haar und Feder. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsg., Bd. V, 1895.
11. Kerbert, C.: Über die Haut der Reptilien und andrer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877.
12. Klee: Bau und Entwicklung der Feder. Hall. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 59, 1886.
13. Küster, E.: Die Innervation und Entwicklung der Tastfeder. Morph. Jahrb., Bd. 34, 1905.
14. Mascha, E.: Über den Bau der Schwungfeder. Zool. Anz., Bd. 26, 1903.
15. Derselbe: Über die Schwungfedern. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 77, 1904.

16. Maurer, Fr.: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. 1895.
17. de Meijere: Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Morph. Jahrb., Bd. 23, 1895.
18. Pernitza: Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet an Hühnchen. Sitzungsab. d. Wiener Akad. 1871.
19. Reh: Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 29, 1895.
20. Römer: Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
21. Schulze, F. E.: Über kutikulare Bildung und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5, 1869.
22. Stieda: Bau und Entwicklung der Feder. Petersb. med. Zeitschr., Bd. XVII, 1870.
23. Studer: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 30, 1878.
24. Weber: Bemerkungen über den Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
25. Wohlfahrt: Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudiptes chrysocome. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr., Bd. IV, 1901.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich am 28. Juni 1879 als Sohn des Buchbinders Ernst Meyer zu Crimmitschau (Sachsen). Ich bin evangelischer Konfession. In Solingen, wohin meine Eltern verzogen, besuchte ich bis zu meinem 14. Lebensjahre die Volksschule. Ende 1894 trat ich in die Präparandenanstalt in Mettmann ein; die beiden Lehrerprüfungen bestand ich 1899 bzw. 1901. Auf meinen Wunsch entließ mich die Königliche Regierung zu Düsseldorf Ende 1903 aus meinem Lehreramte in Cronenberg. Als Schüler bestand ich Ostern 1905 die Reifeprüfung an der Oberrealschule in Barmen. Ich studierte zwei Semester, bis Ostern 1906, in Bonn, seit dieser Zeit in Berlin Naturwissenschaften und Mathematik. Die Promotionsprüfung bestand ich am 3. Dezember 1908.

Ich hörte Vorlesungen bei folgenden Herren Professoren und Dozenten:

Baur, Blasius, Brauer, Bucherer, Clemen, Deegener, Dyroff, Erdmann, Fischer, Förster, Freytag, Friedenthal, Harnack, Hertwig, Heymons, Karsten, Kaufmann, Kayser, Knoblauch, Krigar-Menzel, Lasson, Loeschke, London, Ludwig, Magnus, Möbius, Münch, Paulsen, Pelman, Riehl, Ruhland, Schmieden, F. E. Schulze, Schwarz, Schwendener, Strasburger, Vierkanndt, Wassermann, Wehnelt, Weinstein, v. Wiese.